



University of Groningen

A study on coding and variability in taste responses of the blowfly

van der Molen, Johan Nicolaas

IMPORTANT NOTE: You are advised to consult the publisher's version (publisher's PDF) if you wish to cite from it. Please check the document version below.

Document Version

Publisher's PDF, also known as Version of record

Publication date:

1982

[Link to publication in University of Groningen/UMCG research database](#)

Citation for published version (APA):

van der Molen, J. N. (1982). A study on coding and variability in taste responses of the blowfly. Groningen: s.n.

Copyright

Other than for strictly personal use, it is not permitted to download or to forward/distribute the text or part of it without the consent of the author(s) and/or copyright holder(s), unless the work is under an open content license (like Creative Commons).

Take-down policy

If you believe that this document breaches copyright please contact us providing details, and we will remove access to the work immediately and investigate your claim.

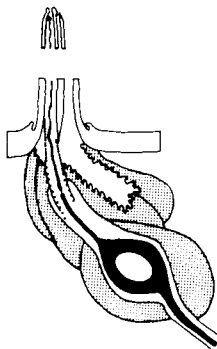
Downloaded from the University of Groningen/UMCG research database (Pure): <http://www.rug.nl/research/portal>. For technical reasons the number of authors shown on this cover page is limited to 10 maximum.

Vliegen kunnen proeven met behulp van smaakharen op de poten. Daarvan staan er zo'n 200 op één voorpoot. Als een hongerige bromvlieg met z'n poten een druppeltje nectar of honingdauw aanraakt, wordt de zuigsnuit uitgestoken en het druppeltje opgezogen (zie figuur 1). Uit experimenten is gebleken dat



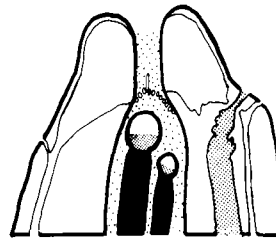
Figuur 1. Vlieg raakt met voorpoot suikerdruuppeltje aan, steekt snuit uit en begint te zuigen.

een bromvlieg verschil proeft tussen suikeroplossingen, zoutoplossingen en water; en ook tussen oplossingen van verschillende sterkte. Wanneer een dier onderscheid kan maken tussen verschillende "prikkel" staat het vast dat de boodschappen die door de zintuigen naar de hersenen worden gestuurd, verschillend zijn. Hoe zien die boodschappen er uit bij het smaakzintuig op de poten van de bromvlieg; hoe wordt informatie over prikkelsoort en prikkelsterkte "gecodeerd"? Deze vraag staat in het proefschrift centraal.



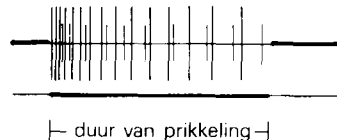
Figuur 2. Doorsnee van een smaakhaar met onderliggende cellen. De uitloper van één zintuigcel is in de haar getekend, en reikt tot vlak onder de opening aan de haartop.

De 200 smaakharen zorgen samen voor het verzenden van de boodschappen. Ze staan voornamelijk aan de onderkant, op de laatste "kootjes" (= tarsen) van de poot. Het zijn holle dunne buisjes, met een opening aan de haartop (zie figuur 2). De lange zijn $1/5$ mm kort, de korte $1/20$ mm, en ze zijn minder dan $1/100$ mm dun. In die holte lopen 4 uitlopers van afzonderlijke zintuigcellen door tot vlak onder de haartop (in figuur 2 is er maar 1 getekend). Het cellichaam is zichtbaar als een zwarte ballon onder de haarbasis. Via de opening (porie) kunnen smaakmoleculen naar binnen dringen (zie figuur 3). Als ze in aanraking komen met speciaal gevoelige structuren



Figuur 3. Via de porie kunnen smaakmoleculen naar binnendringen en in contact komen met de uitlopers van de zintuigcellen (2 getekend).

op het uiteinde van de uitlopers wordt de zintuigcel geprikkeld. Een boodschap die gepaard gaat met elektrische veranderingen wordt dan naar de hersenen gestuurd. Met behulp van elektroden en versterkers kan die boodschap worden afgetapt van afzonderlijke haren (zie figuur 4); zichtbaar zijn actiepotenti-



Figuur 4. Een opeenvolging van actiepotentialen (= spiketrein) met grote en kleine spikes. De cellen vertonen adaptatie.

alen of "spikes", die elk maar kort duren. In de tekening zijn grote en kleine spikes zichtbaar: er zijn twee cellen tegelijk actief. De activiteit verloopt met de tijd; in het begin staan de spikes dicht bij elkaar; men zegt dan dat de cel adapteert.

In de General Introduction (Chapter 1) worden bestaande opvattingen over zintuigcodering besproken. Prikkelsterkte wordt teruggevonden in het aantal spikes in zo'n elektrische registratie: hoe meer spikes per seconde, hoe hoger de prikkelsterkte. Problemen zijn: waar moeten we op letten als we zien dat zo'n cel niet constant actief is? Gaat het om het begin, waar veel spikes staan, of om het vervolg, waar het er minder worden? Of maakt het niet uit en kunnen we een gemiddelde nemen? Over welke periode moeten we dan middelen?

Prikkelsoort zou heel goed via aparte banen - dus cellen - kunnen worden gecodeerd; één cel is gevoelig voor b.v. zouten, een ander voor suikers. Het centraal zenuwstelsel "weet" dan aan de identiteit van de actieve binnenkomende baan wat de aard van de prikkel is. Het zintuig heeft dan wel voor elke prikkelsoort een apart celtype nodig; men noemt dat "labelled lines", d.w.z. lijntjes met een etiketje.

Economischer is het als er een beperkt aantal celtypen kan zijn met verschillende, elkaar overlappende, gevoeligheden. We kennen dat van het kleurenzien. Er zijn drie kleurgevoelige celtypen, één voor rood, één voor groen en één voor blauw licht. Afhankelijk van de kleur van het licht zijn die drie celtypen meer of minder actief. Zo zal bij geel licht zowel de rood- als de groengevoelige celsoort enigszins actief zijn, de blauwgevoelige helemaal niet; bij elke kleur is er een uniek patroon van activiteiten van de drie

celtypen. Men noemt dat "across fibre patterns".

Tenslotte zou de boodschap ook gecodeerd kunnen zijn in het verloop van de activiteit van de zintuigcellen, dat wil zeggen de wijze waarop de spikes in de tijd verschijnen; denk maar aan morsetekens. In dat geval spreekt men van temporele codering.

Hoe dat nou precies gerealiseerd is, is voor veel zintuigen nog onbekend. Ook voor smaak bij vliegen weten we het niet. Nog niet zo lang geleden dachten we dat we te maken hadden met "labelled lines": aparte suikercellen, zoutcellen, watercellen. Maar een aantal resultaten was daarmee in strijd. Nu denken we eerder aan "across fibre patterns". Hoe zit het dan met het aantal celsoorten, waar zijn ze gevoelig voor, en waar zitten ze op de poot?

Als we daarover meer te weten willen komen, moet de activiteit van een groot aantal - liefst alle - cellen in kaart worden gebracht en worden bekeken of spiketreinen kunnen worden ingedeeld in bepaalde typen: classificeren. Voor dat indelen in celtypen is gebruik gemaakt van een rekentechniek, die het mogelijk maakt om er verscheidene kenmerken tegelijk bij te betrekken. Zo zouden we tafels kunnen indelen naar hoogte, bladoppervlak, aantal poten, kleur, uitschuifblad, enz. Een spiketrein kan beschreven worden met vier kenmerken, waarvan er twee te maken hebben met de in de tijd afnemende activiteit (de adaptatie), en twee iets zeggen over de hoogste activiteit (het kortste interval tussen twee spikes). De gebruikte rekentechniek heet "cluster analyse" en de resultaten van een eerste proefserie worden besproken in Chapter 4. Daarbij werd maar één oplossing gebruikt; een mengsel van glucose en fructose. Een goede indeling in celgroepen (clusters)

kon alleen verkregen worden door de activiteit van dezelfde cellen op de poten van zo'n 20 vliegen te middelen; door te middelen wordt de variatie in de celactiviteit kunstmatig verminderd. Drie celtypen werden gevonden, die onderling verschillen in het verloop van de activiteit. Bij de lange haren is de adaptatie (= afname) gering. Bij de korte haren bovenop en aan de zijkant van de poot is de afname compleet: die haren doen "prrrrt" (hardop zeggen) en dan is het afgelopen. De korte haren op de onderkant van de poot zitten er tussenin. Uit een volgende serie waarnemingen blijkt dat die indeling in drie celtypen niet verandert met de prikkelsterkte; de celtypen worden teruggevonden zowel bij lage als bij hoge concentraties van het glucose/fructose mengsel (Chapter 7). Vooral de twee kenmerken die de afnemende activiteit in de tijd beschrijven (de adaptatiefase) blijken gevoelig voor veranderingen in concentratie. We beschouwen kenmerken die de adaptatie beschrijven daarom als voornaamste "kandidaten" voor het coderen van prikkelsterkte.

Wanneer we met zoutoplossingen werken (Appendix 2), blijken dezelfde cellen actief die gevoelig zijn voor suikers. Ook wordt dezelfde indeling in celtypen gevonden. Toch kunnen suikeroplossingen en zoutoplossingen van elkaar worden onderscheiden omdat ze een verschillend effect hebben op het tijdsverloop van de spiketreinen van de verschillende celtypen. "Across fibre patterns" en "temporele codering" zijn in combinatie aanwezig; celtypen verschillen niet in gevoeligheid, maar in tijdsverloop.

Omdat de variatie in celactiviteit zo groot is en de uitkomsten van een indeling in celtypen nadelig beïnvloedt, is een apart hoofdstuk aan dit onderwerp gewijd (Chapter 8). Door verschillende oorzaken van variatie apart te bekijken

en door aanvullende experimenten is nu een verbeterde proefopzet mogelijk. Een deel van de variatie wordt veroorzaakt door het feit dat de prikkelsterkte binnen in de haar niet constant is, en in elk geval lager dan daarbuiten. Verschillen tussen afzonderlijke vliegen blijken samen te hangen met de concentratie van zouten in het bloed: hoe meer zouten, hoe lager de activiteit van de zintuigcellen (Chapter 9).

Willen we de codering echt begrijpen, dan moeten we, behalve naar de "zender" - in dit geval de zintuigcellen - ook kijken naar de "ontvanger", d.w.z. de cellen in de hersenen; het waarom wordt besproken in een "General Discussion". In het verlengde van dit inzicht ligt een experiment waarbij gedragsreacties van individuele vliegen worden vergeleken met de activiteit van de zintuigcellen (Chapter 5). Bij vliegen die pas bij hoge concentraties reageren (hoge gedragsdrempelwaarde) worden per seconde minder spikes naar de hersenen gestuurd. Inderdaad blijken vooral de twee kenmerken die de adaptatiefase beschrijven van belang. Omdat de gevonden relaties nogal zwak zijn, gingen we op zoek naar een mogelijke oorzaak; gedragsdrempelwaarden worden meestal bepaald aan vastgeplakte vliegen. Uit een serie gedragsproeven bleek dat vliegen al bij veel lagere concentraties reageren wanneer ze zich vrijelijk kunnen bewegen (Chapter 6). Mogelijk is het "vastplakeffect" niet voor alle vliegen hetzelfde.

Als we praten over het "onderscheidingsvermogen" van de vlieg verwacht je dat er ook gedragsexperimenten zijn waarmee dat vermogen kan worden vastgesteld. Helaas blijken de gangbare methodes wel geschikt voor het bepalen van gedragsdrempelwaarden - welke concentratie wordt nog net geproefd - , maar niet voor metingen aan het onderscheidings-

vermogen. Wij probeerden een nieuwe methode en vonden dat wanneer twee smaakoplossingen tegelijkertijd in contact worden gebracht met linker en rechter voorpoot, de zuigsnuut naar links of rechts gericht wordt uitgestoken, al naar gelang de voorkeur van de vlieg. Deze methode en resultaten worden besproken in Appendix 1.

Het proefschrift begint na de "General Introduction" met twee technische artikelen op elektronisch gebied. Eén betreft het onderdrukken van de "aansluitklap"; in het elektrisch afleidcircuit veroorzaken gelijkspanningen het dichtklappen van de versterker direct na het begin van de prikkeling. Een methode om dat te voorkomen wordt beschreven in Chapter 2. Het andere technische artikel maakt het mogelijk om het gemeten signaal van de smaakcellen te "vertalen" in getallen die leesbaar zijn voor een computer, ook als die computer maar een klein geheugen heeft (Chapter 3). Slechts een klein gedeelte van het signaal wordt vertaald; daarbij blijft informatie over de grootte van elke spike en de tijdsduur tussen twee spikes nauwkeurig bewaard.

Tenslotte komen we in de "General Discussion" terug op de in de inleiding gestelde vraag. We herhalen een citaat van Gesteland, die stelt dat we codering begrijpen als we - als onderzoeker - uit de activiteit van de zintuigcellen de aard van de prikkel kunnen vaststellen. We constateren dan dat we daar nu inderdaad aan toe zijn.